© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beiträge zum Studium der Maxillarbezahnung der Hippiden.

Von

Dr. A. Veith.

Mit 2 Tafeln.

Nachdem die embryologischen Befunde Clevers und Taekers gezeigt haben, daß die Maxillarzähne des recenten Pferdes ein bunodontes Initialstadium passieren, bestätigt sich die Ansicht Cope-Osborns, daß die Molaren des *Hyracotherium* den Grundtypus für den Molar der Equiden darstellen. Die Höcker im Mahlzahne des *Hyracotherium* entsprechen demnach in Zahl und Anordnung denjenigen im Pferdemolaren, und der Unterschied in der Kauflächenzeichnung beruht lediglich auf der Komplizierung der Einzelelemente resp. in ihrer gegenseitigen Verbindung.

Bedenken gegen diese Auffassung haben besonders zwei Forscher geäußert:

Kovalewsky erklärte in seiner Monographie des Anthracotherium mit großer Entschiedenheit, daß der vordere Innenhügel des Hipparion eine Neuerwerbung dieses Genus sei und **Forsyth Major** sagt in seinen Beiträgen zur Geschichte der fossilen Pferde: „Ich fasse die inneren Pfeiler von *Equus* und *Hipparion* auf als ein Plus zu dem Zahne des Anchitherium; oder vielmehr bei Anchitherium ist der antero-interne Pfeiler nur erst als Basalwarze an einzelnen Zähnen angedeutet." — „Die von Leidy als mediane bezeichneten Loben von Equidae sind demnach homolog den inneren von Anchitheridae."

Die Ansicht dieser Forscher hat sich indessen als irrig erwiesen.

Eine Steitfrage aber ist bis zur Gegenwart noch nicht gelöst. Sie betrifft die Stellung des Protoconus in den hochkomplizierten oberen Molaren der Equiden. Hier stehen die Befunde hervorragender Palaeontologen den Untersuchungsresultaten fast sämtlicher Embryologen gegenüber.

Nach der Cope-Osbornschen Theorie (Tuberculatheorie) geht im Molarteile des Oberkiefers aus dem triconodonten Zahne der trigonodonte durch eine Verlagerung des Protoconus d. i. des Hauptkegels lingualwärts hervor.

Nach dieser Theorie hätte man den vorderen Innenhügel im oberen Molaren der Equiden als Protoconus zu betrachten.

Ontogenetische Forschungen haben aber gezeigt, daß bei allen untersuchten Säugern mit quadri-quinquetuberculären Molaren (Beuteltiere, Insectivoren, Ungulata und Mensch) der Paraconus sich zuerst entwickelt und der Protoconus erst später angelegt wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Deshalb sprechen die meisten Embryologen z. B. Röse, Woodward u. a. der Cope-Osbornschen Tritubercularttheorie in dieser Beziehung wenigstens ihre Berechtigung ab.

Gegner der Tritubercularttheorie sind auch **Schlosser** und **Winge**. Schlosser macht geltend, daß bei primitiven Kiefern die oberen Zähne nicht zwischen, sondern nach außen über die unteren greifen und daß deshalb der Protoconus in einem der äußeren Höcker gesucht werden müsse, wie dies der Fall sei bei den Praemolaren.

Ebenso ist wohl auch der Einwand Winges zu verstehen, wenn er schreibt „Underkjaebens Tandrader staa, som hos andre Hvirveldyr, lidt naermere ved hinanden end Overkjaebens, et Minde om den Tid, da Underkjaeben virkede mod Ganen, og Overkjaeben dannedes som en Ramme udenom; naar Munden lukkes, skures Underkjaebens Kindtaender op langs Indersiden af Overkjaebens.“*)

Die Ansicht dieser Autoren wird aber widerlegt durch **Leche** der gefunden hat, daß schon innerhalb der Säugetierordnung Insectivora trituberculare Durchgangsformen auftreten, (Centetidae), bei denen der Protoconus (Osborns) wirklich nach innen rückt, während allerdings in anderen (Leptictidae) der Hauptkegel (Protoconus) an der Aussenseite bleibt.

Hier ist vielleicht Gelegenheit, einmal die Frage zu diskutieren, ob sich mit Hilfe ontogenetischer Untersuchungen die Stellung des Protoconus im heutigen komplizierten Molaren der Säugetiere in jedem Falle mit Sicherheit eruieren läßt. Ich wage es zu bezweifeln und berufe mich zunächst auf das Resultat der **Taeker**schen Studien über die Odontogenese bei Ungulaten. In seinem Resumé kommt dieser Autor u. a. zu dem Schlusse: „So entsteht für die Anlagen von D^1 und D^2 durch Ausbildung eines anfänglich kegelförmigen Metaconus (der Paraconus ist als erster bereits aufgetreten**) zunächst ein Zweihöckerzahn. Als dann entwickelt sich für die Anlage von D^1 der Protoconus und schließlich der Hypoconus. Für D^2 tritt als dritter Conus der Hypoconus auf und so wird eine 3gipflige Zahnkrone erlangt, die als solche bekanntlich bei Schweinen, Traguliden und zahlreichen tertiären Paarhufern persistiert, während sie, wie aus meinen Befunden hervorgeht, bei allen denjenigen Wiederkäuern ein Durchgangsstadium darstellt, bei welchen D^2 schließlich durch Ausbildung des zuletzt auftretenden Protoconus gleichfalls wie D^1 vollen Molarinhalt gewinnt. Somit sind der Hypoconus für D^1 und der Protoconus für D^2 die zuletzt angelegten Bestandteile der beiden Milchzähne . . . . .“.

*) Anmerkung: Die Zahnreihen des Unterkiefers stehen, wie bei anderen Wirbeltieren, etwas näher bei einander als die des Oberkiefers, eine Erinnerung an die Zeit, da der Unterkiefer gegen den Gaumen wirkte und der Oberkiefer wie ein Rahmen aussen herum gebildet wurde. Beim Schliessen des Mundes scheuern die Backenzähne des Unterkiefers die Innenflächen (der Zähne) des Oberkiefers.

**) V.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich habe diese Ausführungen Taekers citiert, um zu zeigen, daß bei einem und demselben Individuum die homologen Höcker in zwei derselben Zahngeneration angehörigen Zähnen nicht in derselben Reihenfolge auftreten müssen.

Auf Tafel I Fig. 1, 1a u. 1b ist das Milchgebiß samt dem P^4 eines Hipparion abgebildet. Aus der Zeichnung läßt sich zweifellos erkennen, daß sich dieser Zahn, wie jedenfalls die Praemolaren überhaupt, auf die gleiche Weise komplizierte, wie die Milchmolaren, d. h.: der vordere Außenhöcker erscheint zuerst, der hintere Außenhügel tritt als zweiter in der Reihe auf und die Innenhöcker folgen erst später. Bei den Hyracotherien dagegen wurde die Krone noch in anderer Weise angelegt; hier entstand der vordere Innenhügel früher als der hintere Außenhügel. Vom *Hyracotherium* bis zum *Hipparion* hat also die Weiterentwicklung desselben Zahnes eine Änderung in der Aufeinanderfolge seiner Elemente bedingt, und zwar betrifft sie einen sehr wichtigen Bestandteil der primitiven Krone, den vorderen Innenhügel, der im Fortgange des Umbildungsprozesses hinter dem hinteren Außenhügel zurückgeblieben ist.

Ich kann in dieser Änderung nur den Ausdruck einer erhöhten Arbeitsleistung des äußeren Kronenteiles erblicken.

Ich gebe gern zu, daß es sich im obigen Beispiele um sogenannte accessorische Höcker handelt, aber ich glaube, sie zeigen uns mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, daß es solch strikte Normen für die Höckeranlage nicht gibt, wie sie die Embryologen annehmen, sondern daß vielmehr Variationen möglich sind und durchgeführt werden.

Wenn aber solche — offenbar speziellen Anforderungen entsprechende — Modifikationen zugestanden werden müssen, dann ist mir nicht ersichtlich, warum nicht auch ein funktionell besonders wichtiger — und deshalb vielleicht kräftiger ausgebildeter — sogen. Nebenhöcker früher angelegt werden könnte, als der ursprüngliche Haupthöcker, wenn diesem letzteren im neuen komplizierten Zahngebilde eine vielleicht weniger große Bedeutung zukommt.

Auch wenn man in der Ontogenie eine kurze Rekapitalution der Stammesgeschichte erkennt, sollte man m. E. nicht erwarten, daß die ontogenetische Untersuchung in solchen Details über ursprüngliche Zustände Aufschluß gibt.

Jedenfalls ist immer zu berücksichtigen, daß der Kegelzahn nicht nur ein Bestandteil des Molaren ist, sondern diesen ganz entwickelt hat. Wenn der Zahn heute den Paraconus zuerst anlegt, so ließe sich daraus vielleicht der Schluß ziehen, daß er seiner Hauptachse nach Maßgabe einer Mehrbelastung dieser Kronenregion in der Zeit vom Eocän bis jetzt eine neue Richtung gegeben hat.

Im Praemolaren des *Hyracotherium* erschien der erste Innenhöcker früher als der hintere Außenhöcker. Ich habe oben nach-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gewiesen, daß schon beim *Hipparion* das Gegenteil eingetreten ist, daß also ein Innenhöcker seinen Vorsprung vor einem Außenhöcker verloren hat. Wäre es nicht auf die gleiche Weise erklärlich, wenn im Molaren des recenten Pferdes der Protoconus seine Priorität an den Paraconus abgetreten hätte?

Die Veränderungen, welche die Molaren sowohl der europäischen wie der amerikanischen Hippiden im Laufe ihrer Entwicklung erlitten haben, sollen an dieser Stelle nicht behandelt werden. Diese Zähne der Equiden wenigstens bieten in den einzelnen Stadien ihrer Umbildung so charakteristische Erscheinungen, daß gerade dieser Teil der Maxillarzahnreihe den Forschern beim Verfolg der Stammesgeschichte des Pferdes besonders wichtige Anhaltpunkte geboten hat. Aus diesem Grunde hat man sich denn auch schon frühzeitig sehr eingehend mit dem Studium der Molaren beschäftigt, und ihre Beschreibung ist bereits Gegenstand vieler wissenschaftlicher Abhandlungen.

Die Milchmolaren.

Über das Verhältnis der Milchmolaren zu ihren Nachfolgern, den Praemolaren, haben die einzelnen Autoren sehr verschiedene Ansichten geäußert.

Während **Hensel** schon 1875 ausdrücklich betonte: „Es besteht auch kein anderer Zusammenhang zwischen dem Milchzahne und dem ihn ersetzenden Zahne der 2. Reihe, als ein rein lokaler," schreibt **Winge**: „Daß der Milchzahn und sein Nachfolger, ursprünglich gleich, nur einander wiederholen, hat man merkwürdigerweise nicht allgemein erkannt."*)

Baume hat durch embryologische Untersuchungen festgestellt, daß die Praemolaren unabhängig von den Milchmolaren entstehen, d. h. keine Abkömmlinge dieser letzteren sind, wie vorher noch vielfach angenommen worden war.

Wie Baume erkennt auch **Leche** in den Praemolaren eine vollkommen selbständige Zahngeneration und betont sogar im Gegensatz zu Baume, daß die Praemolaren und die Decidui als im Prinzip gleichwertige Abzweigungen aus der gemeinsamen Schmelzleiste hervorgehen. Wenn trotzdem die Praemolaren mit ihren Vorgängern aus der ersten Dentition meist der Form nach übereinstimmen, so ist dies nach Leche darauf zurückzuführen, „daß die einander enstprechenden Zähne der verschiedenen Dentitionen unter gleichartigen mechanischen Einflüssen entstehen und sich entwickeln."

Dies wäre nach **Hensel** aber auch der einzige Connex zwischen den Milchmolaren und ihren Nachfolgern.

Eine andere Meinungsverschiedenheit der Autoren betrifft die Praevalenz konservativer oder progressiver Eigenschaften der Milchzähne, verglichen mit den Molaren und Praemolaren.

*) At Maelketanden og dens Efterfölger oprindelig kun gjentage hinanden, har man maerkelig nok ikke almindelig erkjendt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Leche zieht aus seinen ontogenetischen Untersuchungen über die Erinaceiden den Schluß, daß die etwaigen Unterschiede, welche das Milchgebiß dem Ersatzgebiß gegenüber auszeichnen, vom stammesgeschichtlichen Standpunkt aus um so mehr Bedeutung hätten, als sie schwerlich durch Anpassung von ihren heutigen Inhabern erworben seien und sagt weiter: „Schon früher habe ich nachzuweisen versucht, daß das Milchgebiß der Säugetiere einer historisch älteren Zahngeneration angehört, somit eine historisch frühere Phase in der Entwicklung des Gebisses als das Ersatzgebiß offenbart."

Wiegmann bekundet eine ähnliche Auffassung, wenn er mit Beziehung auf das Milchgebiß der Säugetiere sagt, daß der Unterschied, das Besondere, auf welchem die Gattungsverschiedenheiten beruhen, erst im bleibenden Gebiß heraustritt.

Rütimeyer schreibt hierüber: „Das Milchgebiß erscheint so als Erbtum der Voreltern, als Familieneigentum im vollen Sinne des Wortes, das definitive Gebiß als Erwerb und Ergebnis der speziellen Ernährungsbedingungen und somit als Besitztum kleinerer Kreise, wie etwa des Genus oder der Spezies. Und weiter: „*Anchitherium Bairdi Leidy*, vererbt die Basalwarzen seiner Ersatzzähne des Unterkiefers an das Milchgebiß von *Hipparion* und selbst noch an *Equus fossilis*, in dessen Ersatzgebiß sie dann dauernd fehlen. Allein die Erinnerungen an diese beiden letztgenannten Formen scheinen noch weiter hinaufzureichen als an *Anchitherium*, finden doch die accessorischen Pfeiler, welche sich am hinteren Ende unterer Milchzähne beim Pferde sowohl als bei *Hipparion* einstellen, wohl ihre frühesten Anfänge schon in den durchaus ähnlichen Bildungen an *Palaeotherium annectens*."

Forsyth Major bringt seine Ansicht in folgendem Satze zum Ausdruck: „Wir haben somit gezeigt, daß die Milchzähne, Praemolaren und Molaren in verschiedenem Grade, aber die ersteren vorwiegend und vorwiegend in ihren zuerst gebildeten Teilen Anklänge an ältere Formen zeigen, Erscheinungen, die demnach in die Kategorie der Embryonalcharaktere gehören.*)

*) Es könnte leicht den Anschein gewinnen, dass dieser Befund Forsyth Majors meine Bedenken gegen die ontogenetische Forschung, wie ich sie oben geäussert habe, widerlegten. Deshalb soll hier ausdrücklich hervorgehoben werden, dass es sich in dem oben citierten Ausspruch um Veränderungen handelt, die in den Zähnen zeitlich sich nahestehender Equiden beobachtet worden sind. In dieser engen Begrenzung erkenne ich die Richtigkeit der Majorschen Behauptungen unbedingt an. Man wird sogar anerkennen müssen, dass an bestimmten Merkmalen durch viele Generationen hindurch ohne ersichtlichen Grund festgehalten wird. So z. B. möchte ich auf Tafel I, Fig. 2 zeigen, dass der Milchmolar des recenten Pferdes an seiner Oberfläche vor dem Gebrauche einen isolierten Protoconus hat und dadurch jedenfalls an jene Entwicklungsepoche erinnert, in welcher das Protoloph soweit entwickelt war, dass der Protoconus in dieser Verbindung entbehrlich wurde und zur Verbreiterung der Kaufläche weiter nach innen, d. h. lingualwärts rücken konnte, ein Vorgang, der beim Hipparion zu der charakteristischen Loslösung dieses Höckers vom übrigen Schmelzgerüste führte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Beobachtungen **Marie Pavlows** scheinen dem bisher Vorgebrachten zu widersprechen. Die Autorin schreibt etwa folgendes: Wir sehen also, daß die Milchzähne des *Anchitherium* in ihrer Entwicklung einen Schritt vorwärts machen: die beiden Zwischenhügel zeigen seitliche Verlängerung mit der Tendenz, sich zu vereinigen und die vordere Insel zu bilden. Die Isolierung der hinteren Insel (Marke v. Kovalewsky) kommt zustande durch ähnliche Verlängerungen des hinteren accessorischen und des hinteren Zwischenhöckers. Diese Inseln sind in den Milchzähnen des Anchitherium halbwegs isoliert, mehr isoliert in den Molaren des *Merychippus* und vollständig isoliert in den Molaren des *Protohippus* und der eigentlichen Pferde; aber sie treten in der Pferdereihe in keiner Form früher auf, als bei Anchitherium. Wenn wir die Milchzähne der eigentlichen Pferde prüfen, werden wir finden, daß die Milchmolaren des *Merychippus* Leidy mehr Schmelzfalten besitzen, als seine Praemolaren, und daß der vordere Innenhügel besser ausgeprägt ist; die Inseln sind mehr isoliert. Diese Charaktere treten mit der fortschreitenden Entwicklung der Pferde immer deutlicher hervor. Auch ein Vergleich zwischen *Equus stenonis* und *Equus caballus* kann zeigen, daß die Milchzähne in der Komplizierung weiter fortgeschritten sind als die Praemolaren, wenn vielleicht auch hier die Unterschiede geringer sind infolge ihrer nahen Verwandtschaft.

Soweit Zeichnungen eine Orientierung ermöglichen, kann man sich von der Richtigkeit der Pavlowschen Beobachtungen überzeugen. Wenn aber M. Pavlow resumiert: „Après cette revue des dents de lait supérieures il parût évident qu'elles ne répètent pas les prémolaires de la forme précédente mais au contraire, elles prédisent pour ainsi dire une forme nouvelle d'animal qui va succéder; c'est pour ainsi dire un essai du développement d'une organisation supérieure à celle qui avait jusqu'à lors existé", so zieht sie aus ihren Vergleichen, die sie selbst auf breiterer Basis angelegt hatte, einen etwas einseitigen Schluß. Zunächst läßt sie dabei die Molaren ganz außer acht, obwohl sie diese Zähne doch auch in den Kreis ihrer Betrachtungen gezogen hatte; dann aber scheinen ihr alle jene Tatsachen entgangen zu sein, auf die Rütimeyer z. B. seine scheinbar gegenteilige Ansicht gründet.

Auf zukünftige Formen hinweisende Merkmale erkennt auch **Weithofer** in den Milchzähnen. Er findet, daß an den Milchzähnen des Merychippus bei wenig vorgeschrittener Usur die vorderen Innenpfeiler in „ziemlich loser Verbindung mit ihren Halbmonden" stehen.

(Wenn dieser Befund Weithofers zutrifft, dann war in den Milchmolaren dieses Equiden eine Umbildung angebahnt, die in der Folge nur bei dem einen Zweige seiner Nachkommenschaft, dem Hipparion, bis zum Exceß durchgeführt wurde, während die Hippidien und ihre Descendenz diese Verbindung zwischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Protoconus und Protoloph beibehielten, wenn vielleicht auch in geringerer Stärke.)

Hier entsteht nun die Frage, ob die eine den Milchzähnen zugesprochene Tendenz die andere so völlig ausschließt, daß sie nicht etwa nebeneinander im selben Zahne bestehen können.

In den Milchmolaren, den Molaren und Praemolaren, hat man ihrer Entstehungsweise nach drei von einander unabhängige und in vielen Fällen mit besonderen Funktionen betraute Gruppen zu erblicken.

Die Milchmolaren treten als eine in jeder Beziehung selbständige Zahngeneration in der Backzahnreihe zuerst auf und haben eine Zeit lang dieselben Funktionen zu erfüllen, in die sich später die Molaren und Praemolaren teilen. Bei dieser Überlegung müssen wir zunächst erwarten, daß die Milchmolaren Anklänge an jede von den beiden erstgenannten Zahnarten erkennen lassen. Andererseits wird es aber auch begreiflich, daß diese Zahngeneration infolge ihrer ganz besonderen Arbeitsleistung gelegentlich eine Verbesserung früher treffen muß, als die Molaren und Praemolaren. Es ist aber nicht zu bestreiten, daß die Milchzähne, wo es möglich ist, zäher an alten Formen festhalten als ihre Nachfolger und die Molaren.

Auf diese Weise allein können nach meinem Dafürhalten die Beobachtungen der oben zitierten Forscher erklärt werden.

Speziell für die Equiden möchte ich meine Ansicht dahin präzisieren: In einem Gebisse, das durch Konvergenz homoeodont wird, kann die Milchmolarreihe recht wohl einerseits auf neue Formen hinweisen, andererseits an alten festhalten, während die Praemolaren und Molaren diese Formen noch nicht resp. nicht mehr erkennen lassen.

Spezielle Studien über diese Frage hat der Amerikaner **Ameghino***) gemacht, und deren Resultat in den Recherches de Morphologie Phylogénétique sur les Molaires supérieures des Ongulés mitgeteilt. Nach diesem Autor hätten wir in den Milchmolaren gewissermaßen ein kurzes Programm für die Morphogenese der Backenzähne.

Ameghino erkennt in den Deciduen je nach dem Grade ihrer Abkauung drei Charaktere: 1. un charactère prophétique, 2.) un charactère précurseur und 3. un charactère ancestral und äußert sich darüber wie folgt: ad 1. „caractères prophétiques sont ceux qui apparaissent sur les molaires caduques un peu usées et qu'on

*) Auf Seite 105 seiner Beiträge zur Geschichte der fossilen Pferde schreibt F. Major: „Die alle Unterschiede nivellierende Usur der Backzähne zeigt als Resultat wohl Gleichheit aber keine Übergänge, weil die Anklänge an ältere Formen bei den Nachkommen zumeist in den obersten, also zuerst gebildeten Schichten des Zahnes zu suchen sind und meist übersehen werden, weil sie ganz flüchtig auftreten."

Vielleicht hat diese Beobachtung F. Majors Veranlassung gegeben zu Ameghinos umfangreicheren Studien.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ne retrouve pas sur les remplaçantes de la même espèce, mais qu'on revoit sur les remplaçantes des espèces descendantes . . ." ad 2. „Les caractères précurseurs sont ceux qui montrent les remplaçants (gemeint ist wohl de la même espèce) d'une manière transitoire, quand elles sont encore neuves, et disparaissent à l'âge adulte, mais qu'on retrouve beaucoup plus prononcés comme caractères spécifiques permanents ehez les espèces qui en descendent." ad 3. „Les caractères ancestraux sont ceux qui étant propres des antécesseurs ou des ancêtres, n'apparaissent chez les successeurs que d'une manière fugace ou transitoire pendant la jeunesse, soit sur la surface masticatrice de la couronne, soit sur la base ou le col, aussi bien dans lec caduques que dans les persistantes ou remplaçantes."

Wenn auch nicht geleugnet werden soll, daß Ameghino für seine neue Lehre teilweise recht gute Unterlagen zu haben scheint, so kann sie trotzdem in dieser Verallgemeinerung wohl nicht angenommen werden. Insbesondere ist zu berücksichtigen, daß Ameghino, unbekümmert um die Überzeugungen der meisten modernen Forscher, eigene Wege geht. So z. B. erkennt er nicht an, daß der vordere Innenhügel im Pferdezahne dem Protoconus entspricht, sondern betrachtet ihn immer noch als eine Neuerwerbung, vielleicht des Protohippus. Deshalb kann er im Hipparion auch noch ein Durchgangsstadium für das heutige Pferd erblicken.

Aus eben diesem Grunde hat z. B. ein Beweis Ameghinos für den prophetischen Charakter der Deciduen nach den zurzeit herrschenden Anschauungen keine Geltung. Der Autor bildet einen Teil der Zahnreihe des Stereohippus tarijensis (C. Amegh.) ab und machte besonders aufmerksam auf eine Brücke die im D^4 dieses Gebisses den Protoconus mit dem Protoloph verbindet, während sie in den Praemolaren und Molaren fehlt. Aus diesem Befunde schließt er, daß hier im Milchmolare eine Neuerung angedeutet sei, die später, d. h. bei mehr recenten Arten in allen Maxillarzähnen regelmäßig wiederkehrt. Mit Marie Pavlow, die meines Wissens als erste im *Hipparion* eine seitliche Abzweigung vom eigentlichen Stamme der Equiden erkannte, hält man aber heute ziemlich allgemein die Isolierung des vorderen Innenhügels für eine spezielle Differenzierung, die vorher weder dem Merychippus, noch später irgend einem Equiden in solchem Maße eigentümlich war.

Darnach wird man — im Gegensatz zu Ameghino — in der Bildung jenes Milchmolaren eher eine Erinnerung an ältere Formen zu sehen geneigt sein.

Die oberen Praemolaren.

Nach der älteren Cope-Osbornschen Theorie*) haben die

*) Osborn bezieht sich in „Evolution of Mammalian Molar Teeth" nur auf diese.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Praemolaren einen von dem der Molaren sehr verschiedenen Entwicklungsgang eingeschlagen.

Als typischer Repräsentant für den Nachweis des allmählichen Umbildungsprozesses dient den genannten Autoren der obere P^1, denn in diesem Zahne ist die Aufeinanderfolge der Höcker besonders konstant, während sie in den vorderen Praemolaren weniger regelmäßig hervortritt. Der älteste P^1 des Oberkiefers, der die Tendenz nach Molarisierung zeigt, stammt aus dem unteren Eocän und ist kompliziert durch die Angliederung eines zweiten Höckers an der Lingualseite des Protoconus. Dieses Komplikationsstadium ist in den Bicuspidaten der Primaten erhalten und bildet die Grundlage für die Erkenntnis, daß in den Praemolaren der Protoconus an der Wangen — d. i. Außenseite der Krone verbleibt, während wie oben erwähnt, dieser Protoconus sich in den oberen Molaren an der Bildung der inneren Zahnhälfte beteiligt. Den nächsten Schritt zur Ausbildung der Praemolarkrone erkennen wir im Auftreten eines zweiten Außenhöckers hinter dem Protoconus. Dieser neu hinzugekommene Kronenteil ist bezüglich seiner Stellung und Funktion analog dem Metaconus der oberen Molaren. In diesem Stadium gleicht der Praemolar einem tritubercularen oder trigonodonten Molaren. Zum Belege führt Osborn *Euprotogonia* und *Phenacodus* an, denn bei diesen Condylarthren läßt sich veranschaulichen, wie der zweite Außenhöcker am P^3 nur spurhaft angedeutet, im P^2 wächst, um im P^1 fast die Größe des Protoconus zu erreichen. Auf diesem Entwicklungsstadium stehen die Ungulaten im mittleren Eocän. Schließlich tritt ein vierter Höcker an der inneren Kronenseite hinzu. Seine Stellung unter den übrigen Höckern ist nicht immer die gleiche. Speziell bei den Hyracotheriden — um dies hier schon hervorzuheben — tritt der Ortswechsel des vierten Höckers hervor und gewinnt, wie es scheint, für den Fortgang des Molarisierungsprozesses der Praemolaren besondere Bedeutung: Bei den altweltlichen Hyracotheriden erscheint der vierte Höcker (Tetartoconus) *) als eine Abspaltung des ersten Innenhöckers (Deuteroconus) hinter diesem an der hinteren Innenecke der Krone; wogegen er bei den neuweltlichen Hyracotheriden räumlich vor dem ersten Innenhöcker (Deuteroconus) d. h. an der vorderen Innenecke des Zahnes als selbständiges Gebilde auftritt. Hieraus resultieren für die beiden Arten eigene Verhältnisse; denn während bei den europäischen Formen der Deuteroconus auch den vierten Höcker erzeugt und also in seinen beiden Teilen zur Bildung des Protolophes und des Metalophes beiträgt, geht er bei den amerikanischen Formen vollständig an das Metaloph

*) Scott hat für die einzelnen Höcker der Praemolaren entsprechend der meist beobachteten Reihenfolge ihres Auftretens eine besondere Nomenclatur eingeführt. Er nennt den zuerst erscheinenden Innenhöcker Deuteroconus, den hinteren Außenhöcker Tritoconus und den zuletzt erscheinenden Innenhöcker Tetartoconus.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

über und das Protoloph entwickelt sich aus einem neuen, hier selbständigen vierten Höcker.

Wenn man die Maxillarzahnreihe der Nachkommen des *Hyracotherium* in der alten wie in der neuen Welt einer vergleichenden Betrachtung unterzieht, so fällt besonders der Wechsel auf, dem die Praemolaren sowohl hinsichtlich ihrer Form als auch ihrer Größe unterworfen waren. Genaue Angaben über die ganzen Maxillarzahnreihen der europäischen Descendenz des Hyracotherium liegen vor und besonders Stehlin hat dieses Material in sehr sorgfältiger Weise zusammengestellt und bearbeitet. Die Angaben über die Praemolarreihen der amerikanischen Equiden sind dagegen immer noch mangelhaft und finden sich nur fragmentarisch in der Literatur verstreut.

Ich habe versucht, auch die Daten aus der amerikanischen Literatur zusammenzutragen, um sie zu einer vergleichenden Übersicht über die Praemolarreihen der Palaeohippiden und Equiden zu benutzen.

Schon das Lutetien zeigt eine sehr reiche Verzweigung des Palaeohippidenstammes in Europa. Aber nur zwei Glieder dieses Stammes (*Palaeotherium* und *Plagiolophus*) haben das Unteroligocän erreicht.

In Tabelle I sind nach den Angaben Stehlins die Maßverhältnisse im Gebiß einiger Palaeohippiden berechnet worden. Um Ungenauigkeiten möglichst auszuschließen, habe ich nur die in toto erhaltenen Maxillarzahnreihen berücksichtigt, glaube aber, daß diese schon hinreichend die Gleichgewichtsverschiebungen erkennen lassen, durch welche die verschiedenen europäischen Stämme ihr Gebiß den Existenzbedingungen anzupassen suchten. (Siehe Tabelle 1.)

Über vollständige Zahnserien von *Pachynolophus* und *Anchilophus* habe ich keine Angaben gefunden und konnte sie deshalb in der Tabelle nicht berücksichtigen. Immerhin liegen so viele Einzelfunde vor, daß sich auch die Metamorphosen bei diesen Seitenstämmen verfolgen lassen.

Eine kurze Zusammenstellung (ich halte mich dabei an die Darstellungen Stehlins) soll einen Überblick bieten über die Form- und Größenveränderungen, welche die einzelnen europäischen Palaeohippidenstämme im Lauf der Zeit an ihrem Praemolargebiß erfahren haben.

1. *Propalaeotherium* reduciert seine Praemolaren nicht, zeigt aber auch keine Neigung, sie zu molarisieren. Den P^4 behält es bei; das Diastem bleibt kurz.

2. *Lophiotherium.* Bei ihm geht die Molarisierung der Praemolaren nur um weniges weiter, als beim Propalaeotherium.

3. *Anchilophus* vergrößert sein Diastem, die Praemolaren beginnen zwar die Molarisierung, führen sie aber nur sehr unvollkommen durch.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4. *Plagiolophus* gibt seinen P^4 ganz auf, verlängert sein Diastem. Auch bei ihm geht die Molarform nur in geringem Grade auf die Praemolaren über, wenn auch der P^1 ein Mesostyl und ein Nachjoch ausbildet.

5. *Palaeotherium* zeigt entschiedene Tendenz nach Homoeondontie, die P^3, P^2 und P^1 nähern sich in Größe und Form sehr den Molaren, erreichen sie aber nicht. Der P^4 persistiert und wird sogar bis zu einem gewissen Grade kompliziert.

6. *Pachynolophus* verkürzt im Gegensatz zu *Palaeotherium* seine Praemolarreihe bedeutend.

Die europäischen Palaeohippiden haben also, wie sich aus der obigen Zusammenstellung ergibt, die Molarisierung ihrer Praemolaren nirgends durchgeführt, die Pachynolophusarten haben im Gegenteil ihre Praemolarreihe bedeutend verkürzt.

Man könnte nun versucht sein, in der Entwicklungsweise des Praemolarteiles bei den europäischen Formen einen unbedingten Mangel zu erblicken. Einer solchen Auffassung könnte ich mich nicht ohne Bedenken anschließen. Betrachtet man die ganze Maxillarzahnreihe der Palaeotheriden, so erkennt man in ihr viele Anklänge an das Gebiß der Omnivoren. Vielleicht haben diese Tiere weniger reiche Grasnahrung gefunden und ihre Praemolaren mußten dazu dienen, gröbere Stauden zu brechen und für die Mahltätigkeit der echten Molaren vorzubereiten.

Merkwürdig und lehrreich ist jedenfalls der vielgestaltige Formenwechsel im Gebiß dieser verschiedenen Palaeohippiden, denn er zeigt, wie hier die Natur gleichsam in vielen Anläufen die Erhaltung der Art durchzusetzen versucht hat.

Während die Umbildungsbestrebungen in den Praemolarreihen europäischer Palaeohippiden wie ein Suchen nach zweckdienlichen Formen anmuten, setzt bei der amerikanischen Descendenz des *Hyracotherium* schon frühzeitig jener Molarisierungsprozeß ein, der im rezenten Pferde seinen vorläufigen Abschluß findet.

Die nachfolgende Zusammenstellung soll in großen Zügen zeigen, wie die Molarisierung der Praemolaren, beim P^1 beginnend, immer weiter vorwärts schreitet, bis schließlich der P^3 Molarform angenommen hat.

(Eventuelle Umformungen des P^4 sollen diesmal außer acht gelassen werden, weil dieser Zahn bei allen Hippiden, sowohl den europäischen, wie den amerikanischen, eine Ausnahmestellung einnimmt und deshalb in einem besonderen Kapitel behandelt werden wird.)

1. *Hyracotherium Owen.*

P^3 hat 2 Außenhöcker; einen Innenhöcker, der einem verbreiterten Cingulum gleicht;

P^2 hat 2 Außenhöcker, einen Innenhöcker und 2 Zwischenhöcker;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

P^1 wie P^2, aber Außen- und Innenhöcker bilden zwei Querkämme.

II. *Hyracotherium tapirinum.*

P^2 hat zwei deutliche Außenhöcker und einen Innenhöcker.

P^1 hat zwei deutliche Außenhöcker und einen Innenhöcker. Seine Zwischenhöcker sind gut entwickelt.

(Nach Wortman: Obere P^2 P^1 haben zwei Außenhöcker und einen breiten halbmondförmigen Innenhöcker, der sich in zwei Höcker zu teilen beginnt. Querschnitt der Krone ist mehr oder weniger viereckig. Zwischenhöcker sind vorhanden.)

III. *Eohippus.*

P^2 hat drei wohlentwickelte Höcker (zwei Außen- und einen Innenhöcker), einen schwach entwickelten zweiten Innenhöcker und die Zwischenhöcker.

IV. *Protorohippus.*

P^2 hat vier wohl entwickelte Haupthöcker und die Zwischenhöcker.

V. *Orohippus.*

P^1, P^2 sind molariform.

VI. *Epihippus.*

P^1, P^2 sind molariform.

P^3 ist fast molariform.

VII. *Mesohippus Bairdi.*

P^3 hat ein schwaches Parastyl. Die Zwischenhöcker liegen nahe bei den Innenhöckern.

Mesohippus intermedius.

P^3 hat sein Parastyl verbreitert; Zwischenhöcker wie bei M. Bairdi.

Mesohippus Copei.

P^3 hat sein Parastyl mehr verbreitert, die Zwischenhöcker sind von den Innenhöckern weiter getrennt.

VIII. *Anchitherium Bairdi.*

Die Praemolaren und Molaren sind ungefähr gleich in Form und Größe. Sie besitzen ein schmales Mesostyl (a narrow buttress externally*) ein stärkeres Parastyl (and a stronger buttressbounds the fore part of the anterior of the two lobes). Das Metastyl ist angedeutet (a tendence to the development of a bouttress is seen also at the back part of the posterior of these lobes.) Para- Meso- und Metastyl vereinigen sich zur Bildung eines Außencingulum. (The buttresses expand and are conjoined at the bottom of the crown, forming together a pair of arches bounding the external surfaces of the outer lobes.)

*) Nach Leidy.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Anchitherium aurelianense, zeigt ungefähr dieselben Merkmale.

IX. *Miohippus Marsh.*

Außenwand der oberen P. hat W-Form durch Verbindung der beiden Außenhöcker. Die Innenhöcker sind stark entwickelt, treten mit den schmalen, halbmondförmigen Zwischenhöckern und der Außenwand zur Bildung des Proto- und Metalophs zusammen. Das Tal zwischen diesen beiden Jochen ist noch offen nach innen.

X. a) *Merychippus Leidy.*

Außenwand und Innenhöcker ähnlich wie bei *Miohippus*, die Zwischenhöcker haben sich bedeutend vergrößert und schließen durch ihre gegenseitige Verbindung die Quertäler nach innen ab, indem sie die Kovalewskyschen Marken bilden.

X. b) *Merychippus insignis.*

Bei geringer Abrasion ist der vordere Innenhügel noch isoliert, wird aber bei der Abkauung bald mit dem Protoloph verbunden. Das hintere Quertal verschwindet an stärker abgenutzten Zähnen. Beim P^3 kommunisiert die vordere Marke lange mit dem vorderen Quertal.

XI. *Protohippus placidus:*

Wie beim Merychippus verschwindet das hintere Queratal bei der Abkauung des Zahnes verhältnismäßig früh.

XII. *Hippidion* und *Hipparion*

haben völlig homoeodonte Maxillarzahnreihen gleich den folgenden Equiden.

Gleichzeitig mit der Umbildung in die Molarform erfahren die letzten drei Praemolaren aber auch eine absolute und relative Größenzunahme, wie die hier angeschlossene Tabelle veranschaulichen dürfte. (S. Tabelle II und II a.)

In die Tabelle ist auch das *Hipparion* aufgenommen worden. Obwohl es einer seitlichen Abzweigung der Equiden angehört, ist es der geraden Linie doch so nahe verwandt, daß seine Ausmaße m. E. sehr wohl mit in die Betrachtung gezogen werden dürfen. Ich glaube hierzu auch deshalb berechtigt zu sein, weil das *Hipparion* ein Genus repräsentiert, das auch in Europa gefunden wird und über das wir besonders gut unterrichtet sind.

Wie sich aus Tabelle II ergibt, prägt sich also bereits beim *Eohippus* beginnend der Mahlzahncharakter in den folgenden Generationen mit fast planmäßiger Konsequenz immer mehr den vorderen Praemolaren auf. *Epihippus* hat bereits einen molarähnlichen P^3 und im P^3 des *Merychippus* ist in den Grundzügen schon der molariforme Zahn des recenten, hochentwickelten Pferdes gegeben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ebenso bedeutungsvoll wie die Stukturveränderung war für die Equiden sicher auch das Größenwachstum der Praemolarreihe. Während sich beim *Hyracotherium tapirinum* z. B. nach Wortmans Angaben das Größenverhältnis zwischen Praemolar- und Molarserie wie 100: 168 berechnen läßt, hat beim *Mesohippus* die erstere der beiden Serien teilweise schon die Größe der letzteren erreicht, um sie dann später sogar weit zu überholen.

Auch in einer anderen Hinsicht scheint mir die Tabelle einen wichtigen Aufschluß zu geben. Aus gelegentlichen Bemerkungen in der Literatur zu schließen, wird vielfach angenommen, daß das Übergewicht der Praemolaren über die Molaren bereits im *Hipparion* seinen Höhepunkt erreicht habe. Aus den Maßen des *Equus conversidens* wäre aber eher zu folgern, daß die Equiden der geraden Linie den Größenunterschied der beiden Zahnarten in postmiocänen Geschlechtern noch erhöht haben. Andererseits zeigt die Tabelle II a auch, daß sich bei unserem heutigen Nutzpferde bis zu einem gewissen Grade wieder ein Ausgleich in den Größenverhältnissen der beiden Zahnserien vollzogen hat, während — bezeichnenderweise — die arabischen Pferde und das wildlebende Zebra in dieser Beziehung an den älteren Zuständen mehr festgehalten haben.

Hier mögen noch zwei weitere Betrachtungen Platz finden:

I. Beim *Merychippus* nimmt das Cement bereits einigen Anteil an der Kronenbildung der Backzähne. Beim *Hipparion* ist die Beteiligung von Schmelz und Cement am Aufbau der Maxillarzahnkrone bereits nahezu dieselbe wie bei den pliocänen Pferden, d. h. der Schmelz bildet das solide Gerüst, während das Cement die Lückenräume ausfüllt und den ganzen Zahn umgibt, oder mit anderen Worten: der Schmelz liefert die resistente Grundsubstanz und gibt dem Zahn die eigentliche Form, das Cement dagegen dient als accessorischer Bestandteil nur der Vergrößerung und Ausgleichung der Oberfläche, speziell der Kaufläche.

Erst bei dieser Umlagerung des Schmelzes durch das Cement konnte sich gegebenen Falles ein Zahnhöcker aus dem Zusammenhange mit dem übrigen Schmelzgerüste ablösen ohne den funktionellen Wert der ganzen Krone zu beeinträchtigen, und dieser Fall ist offenbar beim *Hipparion* eingetreten. Wie sich nun leicht erkennen läßt, haben die Backzähne der Equiden nicht nur die Tendenz, in die Länge zu wachsen, sondern sie streben auch eine seitliche Verbreiterung an. Hiernach betrachte ich die Abspaltung des vorderen Innenhügels in den Backzähnen des *Hipparion* als den Ausdruck einer neu einsetzenden Kronenverbreiterung, die durch eine gleichsam forcierte Spreizung des Schmelzgerüstes und mit Hilfe der gesteigerten Cementablagerung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

versucht wurde. Daß die Lostrennung des vorderen Innenhügels beim *Hippidion* nicht perfekt wurde, führe ich nur darauf zurück, daß bei ihm diese Dehnung weniger gewaltsam vor sich ging.

II. Verfolgt man den Entwicklungsgang der Praemolarreihe der Equiden zurück bis zum Eocän und vergleicht deren Größenwachstum mit dem der Molaren, so drängen sich von selbst zwei Fragen auf.

1. Lag für die Equiden ein besonderer Vorteil in der Wachstumsbeschleunigung der Praemolaren und

2. Warum haben sich, wenn eine Vergrößerung der Kaufläche nötig wurde, die Molaren in geringerem Maße beteiligt als die Praemolaren?

ad 1. Beim Pferde haben langestreckte Kiefer die Mahlbewegungen zu besorgen und zwar in der Weise, daß der Unterkiefer seitliche Bewegungen ausführt. Tafel I Fig. 3. Der Drehpunkt für den Unterkiefer liegt etwa in der Mitte einer Verbindungslinie zwischen den beiden aufsteigenden Ästen. Bei dieser Überlegung zeigt es sich, daß die seitlichen Exkursionen bei der Mahlbewegung in der Nähe des Kieferwinkels am kleinsten sind, nach dem Vorderende des Kiefers zu jedoch immer bedeutender werden. Aus eben diesem Grunde aber konnten die Praemolaren infolge ihrer Anordnung in der vorderen Kieferhälfte mehr Arbeit leisten als etwa gleichgroße Molaren es vermocht hätten. Einen überzeugenden Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung scheint mir die von Leidy beschriebene und in Fig. 5 seiner Tafel XVII abgebildete (hier auf Tafel I Fig. 4 wiedergegebene) Maxillarzahnserie eines Merychippus insignis zu geben. Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man versucht sein, die drei ersten Backzähne ihrer im Vergleich zu M^2 mehr fortgeschrittenen Abkauung wegen für Milchmolaren zu halten. Die Angaben Leidys und das Bild des M^3 aber lassen keinen Zweifel darüber, daß es sich um echte Praemolaren handelt. Leidy selbst sagt u. a. wörtlich: „In all except the back two teeth, the postero-internal column has lost its distinct character by an obliteration of the posterio inflection or valley of the crown. The bottom of the valley remains in the first molar as a small circular islet, and in the third first molar as a minute ring. It is totally obliterated in the second and fourth molars. In the fourth molar, the antero-internal column in some degree has lost its distinctness by closure of the outlet of the valley between it and the column behind. The bottom of the valley is left on the triturating surface as an oblique ellipsoidal islet. The other molars present an appearance indicating that they would have assumed the same condition as that just described, at a later stage of abrasion." —

Im vorliegenden Falle ist also sogar der P^1 weiter abgekaut als der M^2. Beim recenten Pferde, bei welchem in mehr oder minder hohem Grade ein Ausgleich zwischen Leistungsfähigkeit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Inanspruchnahme der Maxillarreihen stattgefunden hat, wird der M^2 entsprechend seiner Durchbruchszeit früher oder wenigstens gleichzeitig und gleich stark wie der P^1 abgenutzt.

Zur Erklärung dieser Tatsachen bieten sich, wie mir scheint, nur zwei Möglichkeiten: entweder 1. beim *Merychippus insignis* erschien der P^1 früher als der M^2, oder aber 2. der P^1 wurde, obwohl höchstens gleichalterig, mit dem M^2 mehr in Anspruch genommen als dieser, und deshalb stärker usuriert. Gegen die erste Annahme sprechen anderweitige Funde, und es ist demnach kaum zweifelhaft, daß beim Merychippus insignis wie bei den miocänen Pferden überhaupt die Praemolarenreihe besonders stark und jedenfalls in bedeutenderem Grade als die Molaren benutzt und demzufolge abgenutzt wurde. Genau die gleichen Zustände läßt nach einer Zeichnung Osborns schon das Maxillargebiß eines *Mesohippus eulophus* erkennen (vgl. Tafel I, Fig. V).

ad 2. Abgesehen davon, daß die Molaren zufolge ihrer Position (näher am Kieferwinkel) nicht in gleichem Maße wie die Praemolaren das Mahlgeschäft besorgen konnten, scheint es mir auch, daß sie zu einer Volumvergrößerung selbst weniger fähig waren als die Praemolaren. Zur Begründung dieser Ansicht erinnere ich wieder an das *Hipparion*. Die Abtrennung der vorderen Innenhügel hat dort in den Molaren ebenso gut stattgehabt, als in den Praemolaren. Daraus darf aber wohl gefolgert werden, daß beide Zahnserien die Kronenverbreiterung beabsichtigt und überhaupt an den Wachstumsbestrebungen gleicherweise teilgenommen haben. Sie sind aber schließlich den Praemolaren in weit höherem Maße und früher geglückt als den Molaren. Erst in einigen recenten Pferdeformen nähern sich auch die Molaren langsam in ihren Maßen den Praemolaren.

Der P^4.

Eine Streitfrage war es lange Zeit, ob man in diesem reduzierten Zahne ein Gebilde der ersten oder zweiten Dentition zu erblicken hätte. Veranlassung gab zunächst der P^4 des recenten Pferdes.

Forsyth Major äußert sich dazu wie folgt: „Es scheint mir passender, diesen Stiftzahn sowie den entsprechenden im Oberkiefer als Milchzähne zu betrachten, deren Ersatzzähne nicht zur Entwicklung gelangen; sie treten immer zugleich mit den übrigen Milchzähnen auf."

Carus und Frank schließen sich diesen Ausführungen an.

Max Weber läßt die Frage unentschieden, wenn er schreibt: „Was für die Monodelphia im allgemeinen gilt, daß P^1 (nach Schlossers Zählweise P^{4*}) zweifelhaft ist, gilt ganz besonders für die Ungulata: die Frage nämlich, ob er zum Milchgebiß oder zum bleibenden Gebiß zu rechnen ist."

*) V.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sich teilweise widersprechende Angaben finde ich in Strd. v. **Zittels** Handbuch der Palaeontologie. Dort heißt es pag. 235 unter Equiden: „Von den oberen Praemolaren ist der vorderste stets klein, einfach, entweder einspitzig oder mit scharfer Außenwand und einer inneren erhöhten Basalfalte versehen." Auf pag. 236 dagegen finde ich folgenden Passus: „Die Praemolaren des definitiven Gebisses ersetzen oben und unten je drei Milchzähne; dem vordersten Milchzahne folgt in der Regel kein Praemolar."

Winge entscheidet dagegen für einen echten Praemolaren, wenn er in dem Kapitel über Perissodactyla sagt: „Dp^1 mangler maaske undertiden, i det mindste som veludviklet, selv om p^1 findes; p^1 kan da bryde usaedvanlig tidlig frem. (f. Ex. Equus)."*)

Auch **Hensel** nennt in den Abhandlungen der Königl. Akademie der Wissenschaften 1860 in seiner Beschreibung des *Hipparion mediterraneum* diesen Zahn P^4.

Eingehender behandelt **Nehring** diese Frage: „Die Reihenfolge, in welcher die einzelnen Kategorien der Zähne im Gebiß auftreten, ist die von vorn nach hinten; so erscheint J^2 nach J^1; J^3 nach J^2; M^2 nach M^1; M^3 nach M^2; ebenso ist es bei den Milchbackenzähnen und bei den sie ersetzenden Praemolaren. Es wäre sehr auffallend, wenn der vorderste Milchbackenzahn nach dem hintersten erschiene. Ferner wäre es dem Charakter eines Milchbackenzahnes widersprechend, wenn er bis ins hohe Alter im definitiven Gebisse sich erhielte, was bekanntlich beim Wolfszahn der Equiden nicht selten vorkommt."

Diese Belege für seine Beurteilung des P^4 hat Nehring im Jahre 1882 angeführt. Jedenfalls darf man aus den oben zitierten Worten Nehrings herauslesen, daß er damals noch die erste Dentition mit dem Durchbruch des dritten Milchmolaren für beendet hielt. Da nun der P^4 tatsächlich häufig erst kurz vor dem Erscheinen des ersten Molaren durchbricht, so ist der Schluß, den Nehring zog, wohl verständlich, wenn wir auch heute wissen, daß er keine Beweiskraft besitzt.

Andererseits dürfte der Hinweis auf die verspätete Durchbruchszeit auch nicht befriedigen, denn die Möglichkeit, daß ein verkümmerter Pd eben infolge seiner mangelhaften Ausbildung auch im Erscheinen zurückbliebe, wäre physiologisch erklärlich und ist sogar als Beleg für die Zugehörigkeit dieses Zahnes zum Milchgebiß herangezogen worden. Freilich hatte **Baume** in den Kontroversen, die um die mehr allgemeine Frage bezüglich des Durchbruches reducierter Zähne entstanden war, auf Grund seiner Studien die Behauptung aufgestellt, daß gerade diejenigen Zähne früher angelegt würden und durchbrächen, welche eine geringere Entwicklungsstufe erreichten; d. h. die Anlage und Ausbildung erfolge um so früher, je rudimentärer der Zahn sei. **Leche** hat

*) Anm. „Dp I fehlt vielleicht bisweilen, wenigstens in wohlentwickeltem Zustande, selbst wenn P_1 auftritt; P_1 kann in diesem Falle außergewöhnlich früh durchbrechen. (z. B. Equus)."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jedoch nachgewiesen, daß die Behauptung **Baumes** in dieser verallgemeinerten Form unhaltbar ist, und daß die Durchbruchszeit überhaupt kein sicheres Kriterium liefert für die Entscheidung der Frage ob ein Zahn der ersten oder zweiten Dentition angehört.

Schließlich erscheint aber auch das letzte Beweismittel, das Nehring heranzieht, nicht unbedingt stichhaltig, denn es kommen häufig Fälle vor, in denen Milchzähne bis in ein verhältnismäßig hohes Alter persistieren, wenn ihre Nachfolger z. B. retiniert sind und dann funktionieren diese Zähne neben dem Dauergebiß recht lang, obwohl sie freilich der Norm nach zu dieser Leistung nicht bestimmt waren.

Die Lösung dieser Frage ist ohne Zweifel am ehesten oder sogar nur von der ontogenetischen Forschung zu erwarten. Freilich wird auch sie nicht in jedem Einzelfalle, sondern erst nach umfangreichen Untersuchungen eine sichere Entscheidung fällen können. Seitdem man weiß, daß eine prälakteale Dentition auftreten kann, ist in einem Einzelfalle unter zwei Zahnanlagen die labialwärts gelegene nicht mit Sicherheit als ein Gebilde der Milchdentition anzusprechen. Ferner berechtigt aber auch — wie Leche in seinen klassischen Untersuchungen über Zahnentwicklung betont — das Vorkommen einer Knospe, ja sogar die Weiterentwicklung dieser Knospe zu einem wirklichen Schmelzkeime nicht zu dem Schlusse, daß der mit einer solchen Zahnanlage ausgestattete ältere Schmelzkeim unbedingt der ersten Dentition angehört, da auch lingualwärts von typischen und unbestrittenen Repräsentanten der zweiten Dentition solche knospenförmige Schmelzkeime vorkommen und sich in einzelnen Fällen zu vollständigen Zähnen ausbilden können.

Wertvolle Anhaltspunkte für die uns hier interessierende Frage bietet m. E. jedoch die Betrachtung der Verhältnisse im Gebiß jener Tiere, welche eine Reduktion bereits eingeleitet haben, aber noch nicht zur gänzlichen Unterdrückung einer der beiden Dentitionen gelangt sind.

Nun hat Leche beim Erinaceus an besonders günstigen Objekten nachgewiesen, daß hier schon ein Teile der Milchzahnreihe völlig unterdrückt wurde, während bei dem restierenden Teil die Reduktion noch im Gange ist. Die Rückbildung betrifft also in diesem Falle die Milchdentition und die Auffassung **Busch's**, daß Mangel eines Milchzahnes mit großer Wahrscheinlichkeit Mangel des entsprechenden Ersatzzahnes nach sich ziehe, kann als widerlegt gelten.*)

---

*) Eine ähnliche Auffassung wie Busch bekundet auch **Hoffmann**, wenn er in seiner Abhandlung „Über die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer mit Berücksichtigung der Zahnentwicklung im allgemeinen" sagt: „Wenn die endgültige Rückbildung eines Zahnes im Gange oder schon vollendet ist, erhalten sich etwaige Rudimente stets nur in der ersten Zahnreihe, während sie in der zweiten gänzlich verschwunden sind."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Noch wichtiger aber scheint mir die Beobachtung, die Leche bei Phoca und Canis gemacht hat. Für diese beiden Tiere hat Leche nachgewiesen, daß der P^4 allein noch zur Entwicklung kommt, während sein Vorgänger aus dem Milchgebiß verschwunden ist. Im Anschluß an diese Tatsache bemerkt Leche dann selbst: „Es dürfte wohl auch als wahrscheinlich angenommen werden, daß bei den übrigen Säugetieren, bei denen der vorderste Backenzahn nicht gewechselt wird, dieser ebenfalls den Praemolaren zuzuzählen ist . . . . .“

Auf die Pferde scheint mir auch die Erklärung, die Leche für die Rückbildung des Dp^4 und P^4 bei Canis und Phoca gibt, anwendbar zu sein: „Infolge der für die fraglichen Tiere eigentümlichen Entwicklungsrichtung sind eine oder einige Regionen des Gebisses in physiologischer Beziehung entwertet worden, und dieser Umstand hat eine Reduktion zur Folge gehabt . . . .“ und weiter: „Diese Reduktion äußert sich in der zweiten Dentition nur in einer geringeren Ausbildung der betr. Zähne, während dieselbe in der ersten Dentition völlige Unterdrückung derselben bewirkt hat. An sich ist es auch vollkommen begreiflich, daß, wenn ein Teil des Gebisses überhaupt überflüssig wird, die schwächere weniger wertvolle erste Dentition früher als die stärkere, besonders angepaßte zweite schwindet.“

Eine andere Frage ist meines Wissens bis jetzt noch offen: Hat der P^4 im Gebiß der Hippiden einen Zweck erfüllt?

Zu ihrer Lösung kann ich vielleicht dadurch beitragen, daß ich zunächst die Umformungen, welche dieser P^4 in den einzelnen alt- und neuweltlichen Hippidenstämmen erfahren hat, einer möglichst zusammenfassenden Betrachtung unterziehe.

A) *Propalaeotherium.*

1. Mittleres Lutetien: *P. parvulum:* P^4 hat eine Außenwandlänge von 0,0045 m, ist ein kleines Zähnchen mit einer Außenspitze und kleiner seichter Talongrube.

2. Oberes Lutetien: *P. isselanum* (v. (Egerkingen: P^4; Außenwandlänge 0,007 m, ein sehr kleines Zähnchen mit einer Außenspitze, einem wulstigen Innencingulum, einer Talongrube mit Falte.

3. Oberes Lutetien: *P. parvulum* (v. Egerkingen): P^4; Außenwandlänge 0,0045 m, zeigt eine Außenspitze und ein Cingulum, das die Talongrube umschließt.

B. *Palaeotherium castrense et mangnum.*

1. Oberes Lutetien: *P. cfr. castrense* (v. Egerkingen): P^4; Außenwandlänge 0,013 m, hat eine Außenspitze und einen Innenhügel.

2. Oberes Lutetien: *P. magnum girondicum* (v. Moutier): P^4; Außenwandlänge 0,015 m. Der Zahn zeichnet sich aus durch seine große Außenspitze und einen gut entwickelten Talonhügel. Das starke Innencingulum bildet bei seiner Vereinigung mit der Außen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

spitze ein Parastyl und schließt nach innen eine Mulde ab, in der ein neuer Hügel, dem vorderen Innenhöcker entsprechend, emporragt. An der Distalseite der Krone verdickt sich das Cingulum nochmals.

C. Palaeotherium (mittlere Größe).

1. Oberes Lutetien: *P. Rütimeyeri:* P^4, Außenwandlänge 0,010 m, hat einen Außenhügel und ein continuierliches Innencingulum; zwischen beiden verläuft ein Vorjoch.

2. Oberes Ludien: *P. Mühlbergi;* P^4 Außenwandlänge 0,013 m, zeigt einen Außenhügel und einen großen Talonhügel.

D. *Plagiolophus.*

1. Oberes Lutetien: *Pl. Cartieri* (v. Egerkingen): P^4, Außenwandlänge 0,0075 m, hat eine Außenspitze. Sein Innencingulum umgibt die Talongrube, durch die ein kleines Vorjoch zieht.

2. Oberes Ludien: *Pl. minor* (v. Mormont): P^4, Außenwandlänge 0,080 m, besitzt eine Außenspitze und ein rudimentäres Vorjoch.

E. *Lophiotherium.*

1. Oberes Lutetien: *L. pygmaeum* (v. Egerkingen): P^4, Außenwandlänge 0,0036 m, ist ein Zähnchen mit einer Außenspitze und einem Innen-cingulum.

2. Unteres Ludien: *L. cervulum* (v. Mormont): P^4, Außenwandlänge 0,004 m. Am Hinterrande der Außenspitze des Zahnes ist ganz schwach eine zweite Außenspitze angedeutet. Das Innencingulum schließt eine Talongrube ein, in welcher ein Nachjoch angedeutet ist.

F. *Anchilophus.*

1. Oberes Lutetien: *A. Dépereti* (v. Egerkingen): P^4, Außenwandlänge 0,0055 m. Das Zähnchen zeigt einen Haupthügel und schwachen Talon.

2. Unteres Ludien: *A. Dumasi:* P^4, Außenwandlänge 0,0065 m, besitzt eine Außenspitze und einen Talonwulst mit einer Brücke zur Außenwand.

Aus obiger Zusammenstellung ergibt sich, daß beim erstmaligen Auftreten der europäischen Palaeotheriden (also im mittleren resp. oberen Lutetien) die Krone des P^4 meist nur aus einem Außenhöcker und einem mehr oder weniger ausgebildeten Innencingulum bestand, daß sie aber im Laufe der Zeit (entsprechend der Komplizierung des übrigen Gebisses) selbst einige accessorische Bestandteile erworben und sich vergrößert hat *(Palaeother. magnum* und *Lophiotherium cervulum).* Wichtig scheint mir auch die Feststellung, daß dieser Zahn mit großer Regelmäßigkeit aufgetreten zu sein scheint. Eine Ausnahme macht nur *Plagiolophus*, dessen P^4 schließlich (d. h. nach dem oberen Ludien) vollkommen unterdrückt wird.

Eine sehr bemerkenswerte Beobachtung hat Stehlin bei seinen zahlreichen Untersuchungen gemacht. Er fand nämlich, daß in

einem Gebiß des *Palaeotherium eocaenum* der P^4 „eine starke Usur trägt, während der P^2 sich im Keimzustande befindet.“ Daraus ist aber zu folgern, daß dieser P^4 gleichzeitig mit dem Milchgebiß funktionierte und ferner, daß er keinen oder höchstens einen sehr vergänglichen Vorläufer gehabt haben konnte.

Diese Entdeckung, zusammen mit der Tatsache, daß sich unter den zahlreichen gesammelten Funden kein einziger als sicherer D^4 ausweist, läßt das Vorkommen eines D^4 bei den europäischen Palaeohippiden überhaupt sehr zweifelhaft erscheinen, und eher ist zu vermuten, daß der P^4 auch hier schon neben dem Milchgebiß regelmäßig tätig war.

In einer tabellarischen Übersicht sollen nun auch die Veränderungen des vierten Praemolaren bei den amerikanischen Hippiden, soweit ich Angaben hierüber fand, zum Ausdruck gebracht werden.

Eocän *Hyracotherium Oweni* (nach Angabe Copes): Oberer P^4 ohne inneren Lobus
(nach Angaben Zittels): . . . . einspitzig und zweiwurzelig.

Oligocän: Mesohippus:

a) nach Scott: P^4 ist ein schmales, zusammengedrücktes Zähnchen von konischer Form, mit besonders stark entwickeltem Cingulum an der Innenseite der Krone.

b) *Mesohippus Bairdi:* (nach Osborn und Wortman) P^4, das internale Cingulum ist nur wenig entwickelt und schließt keine deutliche Grube ein.

c) *Mesohippus intermedius:* P^4 hat sein Cingulum verstärkt, so daß er ein ausgesprochenes „Basin“ abschließt.

Mioän: *Anchitherium.*

a) nach M. Pavlow: P^4, „la 7ième plus petite conserve la forme carnivorè.“ P^4 ist dreieckig mit verlängerter Außenspitze und einem kleinen Innenhöcker.

b) *Anchitherium Bairdi* (nach Leidy). P^4 hat eine einfache conische Krone (conicalcrown) mit zwei Wurzeln. Sein Längsdurchmesser, (d. i. von der Mesial- zur Distalseite) beträgt 7 mm, sein Querdurchmesser ca. 5,43 mm. (Of the upper molar of Anchither. Bairdi, the first of the series, as usual, in comparison with the other is small, but is proportionally large in comparison with that of the horses.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hippidion principale (Burmeister). P^4, Außenwand länge 2*) ? oder 1,10 cm. Ein zweiwurzliger Zahn, an dem die beiden Außenhöcker, aber keine Innenhöcker entwickelt sind. Er steht lingualwärts und teilweise vor dem D^3.

Hipparion: P^4, Längsdurchmesser der Krone 1,5 cm. Die stark abgenutzte Kaufläche läßt die beiden Außenhöcker und zwei Innenhöcker erkennen. (S. Tafel II, Fig. 7.)

Hipparion gracile (Samos): P^4 hat eine Außenwandlänge von 7,5 mm (D^3 mißt 27,5 mm). Die Anordnung der Zahnhöcker ist ganz besonders deutlich: Der Paraconus ist am stärksten entwickelt, ihm folgt der Metaconus als zweitstärkster Höcker, während die beiden Innenhügel sich in Form und Größe ungefähr gleichen. (S. Taf. I, Fig. 1a.)

Equus curvidens (nach Burmeister): „P^4 klein, kaum 3 mm dick, ein cylindrischer Stift, neben der scharfen Spitze des größten dreikantigen Zahnes, daher er zur Länge der Zahnreihe nicht beiträgt; er hat eine konvexe, zylindrische Gestalt, geht nach hinten in eine scharfe senkrechte Kante über, er ist ebenso hoch wie der folgende große Zahn (D^3) und ebenso abgekaut, also auch etwas nutzbar."

Aus obiger Zusammenstellung läßt sich zweifellos erkennen, daß der P^4 auch am Anfang der amerikanischen Hippidenreihe als einspitziges, unkompliziertes Gebilde auftritt, das nur ganz allmählich — und langsamer als z. B. der P^4 des Palaeotherium magnum gir. — neue Bestandteile gewann. Noch beim Mesohippus finden wir neben der ursprünglichen Außenspitze nur ein mehr oder weniger gut entwickeltes Innencingulum. Gleichwohl nimmt diese einfache Krone an dem Größenwachstum der Maxillarzähne teil; denn wie bei *Anchitherium Bairdi* gezeigt wurde, beträgt dort der Längsdurchmesser der Krone zwei Drittel desjenigen eines der übrigen Praemolaren. Über den P^4 des *Desmatippus*, *Merychippus* und *Protohippus* konnte ich leider Angaben nicht finden. Einen merklichen Fortschritt in der Höckerentwicklung dieses Zahnes zeigt aber das *Hippidion*, dessen P^4 zum Paraconus einen Metaconus erworben hat. Den höchsten Grad seiner Ausbildung scheint dieser Zahn im *Hipparion* gefunden zu haben.

---

*) Die Angaben, sowie die Figur auf Tafel II, Fig. 6 sind dem Nachtrage zu Burmeisters Arbeit: „Die fossilen Pferde der Pampasformation" entnommen. Der Autor schreibt dort pag. 5 über den P^4: „Dieser Zahn ist bei Hippidion von beträchtlicher Größe und deutlich mit zwei Wurzeln versehen, seine Krone hat einen dreieckigen Umriß; sie besteht aus zwei sehr ungleichen Hälften oder Loben, von denen die vordere mehr als die doppelte Größe der hinteren besitzt. Beide sind nur an der Innenseite abgekaut, der vordere große zweiseitig mit unversehrter scharfer Spitze des Dreiecks zwischen beiden Kauflächen; der hintere einseitig, mit kleinerer hinterer Kaufläche. Beide zusammen messen genau 2 cm, vom Vorderrande des Zahnes bis zum hinteren." Mit seiner Zeichnung stimmen diese Angaben Burmeisters über den P^4 nicht überein, denn die Länge der abgenutzten Kaufläche wäre nach der Zeichnung $^1/_1$ ca. 1,10 cm.

Bei ihm finde ich unter den fossilen Equiden zum ersten Male einen P^4 mit vier wohlentwickelten Haupthöckern. Ein Fundstück, das dem hiesigen Museum gehört, ist in Taf. I Fig. 1, 1a u. 1b abgebildet. Tafel II, Fig. 7 ferner zeigt das Gebiß eines anderen *Hipparion*, dessen P^4 verhältnismäßig große Dimensionen erreicht hat, sehr abgekaut ist und wenigstens drei gut gebildete Höcker besitzt. Indessen erreicht der Zahn nicht immer diesen hohen Entwicklungsgrad, wie sich schon aus folgenden Worten **Hensels** ergibt: „Wenn nun Gervais . . . von den Lückenzähnen der Hipparien Aragoniens sagt: la molaire, dite caduque de la machoire supérieure est plus fort, que dans les chevaux monodactyles," so kann man eine solche Angabe nur mit Bedenken als richtig gelten lassen, zumal weder der bei A. Wagner abgebildete Zahn von Pikermi, noch das mir von ebendaher vorliegende Material dafür spricht."

Ob von einem Vertreter der direkten Pferdereihe jene hohe Ausbildung des P^4 wie beim *Hipparion* erlangt wurde, ist sehr zweifelhaft, wahrscheinlicher hat der P^4 bei keinem den Entwicklungsgrad, den dieser Zahn beim *Hippidion* zeigt, überschritten.

Daß der fragliche Zahn im Gebiß des *Hipparion*, des *Hippidion* und der vorhergehenden alten Formen regelmäßig erschien, läßt sich mit gutem Grund vermuten, wenn es auch kaum mehr sicher festzustellen sein wird. Ich selbst habe eine größere Anzahl von Hipparionkiefern untersucht und die Überzeugung gewonnen, daß der P^4 in gut erhaltenen Funden recht häufig auftritt.

Dem *Hippidion* und *Hipparion* gegenüber läßt sich beim recenten Pferde eine Reduktion dieses Zahngebildes feststellen. Zwar habe ich die Anlage des P^4, über die ich mich an fünf ganz jugendlichen Individuen orientierte, jedesmal in beiden Oberkiefern gefunden; aber im Gebiß des erwachsenen Tieres bildet dieser Zahn heute gleichwohl eine seltene Erscheinung. Von 110 Pferdeschädeln verschiedenen Alters, die Hensel untersuchte, zeigten 24 den vierten Praemolaren in beiden Kiefern, 4 nur auf einer Seite. Dabei stellte sich auch heraus, daß kaum 2 Exemplare von übereinstimmender Form waren. Gleichwohl ließen sich drei Haupttypen unterscheiden, die der Autor folgendermaßen beschreibt: „Bei vollkommenster Ausbildung ist die einfache Wurzel rund, die Krone etwas stärker, knopfförmig und nach oben ein wenig verjüngt. Die Außenseite ist gewölbt, glatt, die Innenseite mit einem Eindruck. Bei der zweiten Form ist die Krone gegen die Wurzel nicht deutlich abgesetzt. Sie ist ziemlich hoch, nach oben zugespitzt und seitlich stark komprimiert, so daß auf der Vorder- wie auf der Hinterseite vom Gipfel der Krone eine schneidende Kante nach ihrer Basis herabläuft. Mit dieser Gestalt des Zahnes ist häufig eine Eigentümlichkeit in seiner Stellung verbunden. Der Zahn kommt nämlich öfters nicht senkrecht aus dem Kiefer, sondern ist mit seiner Spitze stark nach vorne geneigt, ja er steht zuweilen völlig horizontal, so daß er nicht mit der Spitze, sondern mit der Hinterseite der Krone am Gaumen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sichtbar wird. In einem Falle, während der Zahn der rechten Seite die oben beschriebene Stellung hatte, war der der linken Seite in horizontaler Stellung im Oberkiefer ganz verborgen geblieben und verriet sich nur durch eine Anschwellung desselben, die . . .“ — „Endlich erscheint P^4 nicht selten so reduziert, daß der Unterschied zwischen Krone und Wurzel inbezug auf die Form verschwindet und der rudimentäre Zahn nur als ein größerer oder kleinerer Stift auftritt.“

Zweifellos tragen wenigstens die beiden letzten der von Hensel beschriebenen Formen unverkennbare Merkmale der Rückbildung an sich.

Es wäre mit dem Prinzip der Zweckmäßigkeit, das wir in allen Organformen zu sehen gewohnt sind, nicht vereinbar, wenn ein solches Gebilde, wie der P^4, sich ohne Bestimmung in langen geologischen Zeiträumen weiterentwickelte, um dann schließlich doch noch zu verschwinden.

Und so hatte auch der vierte Praemolar der Hippiden seinen Zweck, der allerdings vorzüglich darin bestand — beim Zebra vielleicht heute noch darin besteht — das Milchgebiß zu ergänzen.

Ich will versuchen, diese Behauptung durch zwei Beispiele — einer recenten und einer fossilen Form — zu stützen.

1. Beim Zebra tritt dieser Zahn (möglicherweise an Dimension schon reduziert) noch mit großer Regelmäßigkeit auf. Auch ein mir vorliegendes älteres Exemplar besitzt ihn noch neben den Praemolaren und Molaren im rechten Oberkiefer, während seine Alveolen im linken leer sind. Der Zahn ist stark usuriert, obwohl er seinen Antagonisten im Unterkiefer nicht berührt. In sehr charakteristischer Weise ist deshalb auch der untere P^3 abgekaut: während nämlich seine Reibfläche, soweit sie vom oberen P^3 getroffen wird, stark abgenutzt ist, blieb ihr vorderes Ende (das dem oberen P^4 gegenübersteht) völlig intakt und macht den Eindruck, als ob ihr an dieser Stelle eine Spitze aufsäße. Dieser P^4 kann also nur im Milchgebiß funktioniert haben und abgekaut worden sein.

2. Als zweites Beispiel soll mir die auf Tafel II Fig. 7 abgebildete Maxillarzahnreihe eines Hipparion dienen. Bei diesem Tiere müssen schon ganz ähnliche Verhältnisse bestanden haben, wie beim Zebra. Denn sein P^4 ist viel kürzer als der danebenstehende P^3, so daß er auch hier im definitiven Gebiß keine Funktion mehr erfüllen konnte und seine Abnutzung schon während des Milchzahnbestandes erfolgt sein muß.

Ob die Verhältnisse bei noch früheren Hippiden einmal andere gewesen sind, läßt sich aus den zur Zeit beschriebenen Funden nicht mit Sicherheit feststellen. Die Tatsache jedenfalls, daß der P^4 beim Palaeotherium eocaenum bereits neben dem Milchgebiß auftrat und gleichzeitig mit den Milchmolaren abgekaut wurde, legt die Vermutung nahe, daß dieser Praemolar schon am Anfange

der Hippidenreihe an Stelle des bereits unterdrückten Dp^4 das Milchgebiß vervollständigte. Als dann im Oligocän und Miocän besonders hohe Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der vorderen Milchmolaren und Praemolaren gestellt wurden, erfuhr der P^4 nicht nur keine weitere Reduktion, sondern gewann sogar, entsprechend seiner neuen Aufgabe, die Fähigkeit zur Weiterentwicklung zurück.

Danach wäre also hier der eigentümliche Fall zu konstatieren, daß ein Gebilde der zweiten Dentition, nachdem es für diese selbst wertlos geworden war, während langer Zeitläufe im Dienste der Milchzahnreihe stand, um in der Gegenwart ganz zu verschwinden, nachdem es auch hier entbehrlich geworden zu sein scheint.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Anhang.

Palaeotherium magnum, *Cuv* (La Debruge).

Auf Tafel II Fig. 8 ist die Maxillarzahnreihe eines Palaeotherium magnum Cuv. abgebildet. Das Fundstück befindet sich in der palaeontologischen Sammlung des naturhistorischen Museums in Bern und soll hier kurz beschrieben werden.

Das Gebiß ist bis auf die letzten Molaren, die beiderseits fehlen, vollständig. Das vordere Drittel des Kiefers ist nur wenig deformiert und zeigt die sechs Schneidezähne und die beiden Eckzähne nahezu in der natürlichen Stellung. Die Maxillarzahnreihen dagegen haben — auf der linken Seite noch mehr als auf der rechten — Quetschungen erlitten und sind teilweise nach Innen übergekippt und verlagert. Die einzelnen Zahnindividuen dagegen sind verhältnismäßig gut erhalten.

Ich verzichte auf die Beschreibung der Schneide- und Eckzähne und beschränke mich auf die Angabe charakteristischer Merkmale der Backenzähne.

☞ M^2. Sein Außenrand hat die typische W-Form. Das Mesostyl sowohl wie das Parastyl sind gut ausgeprägt, auch ein Hypostyl ist vorhanden. Die vier Haupthöcker sind stark entwickelt, wenn auch der hintere Innenhöcker die Größe der anderen drei nicht erreicht. Das Innencingulum wird am vorderen und hinteren Innenhöcker gänzlich unterbrochen. Das Proto- und das Metaloph zieht quer von vorn nach hinten über die Kaufläche. In etwa der Mitte ihrer Länge erscheinen beide Lophen wie eingeschnitten, infolge schwächerer Ausbildung der Zwischenhöcker.

M^1 gleicht in den Details seiner Struktur sehr dem M^2, nur scheint bei ihm das Innencingulum am vorderen Innenhügel (Protoconus) in geringerer Stärke allerdings vorbeizuziehen, um erst am hinteren Innenhügel, wie im M^2, unterbrochen zu werden. Parastyl und Mesostyl sind vorhanden, dagegen fehlt hier gleicherweise wie an den Praemolaren das Metastyl.

P^1 gibt mit kleineren Maßen die Verhältnisse der Molaren wieder. Das hintere Tal, das schon im M^1 an Größe verloren hatte,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wird in diesem Zahn noch kleiner und ist in den folgenden Praemolaren nur noch schwach markiert. Das Innencingulum bleibt am vorderen Innenhügel ziemlich kräftig, erleidet am hinteren Innenhügel nochmals eine Unterbrechung.

P^2. An diesem Zahne setzt sich das Innencingulum ohne Unterbrechung über die ganze Lingualseite des Zahnes fort. Der vordere Innenhöcker ist mit dem hinteren Innenhöcker in Verbindung getreten und schließt das vordere Quertal ab. Das Mesostyl ist nur noch angedeutet.

P^3. An diesem Zahne hat sich das Größenverhältnis zwischen vorderem und hinterem Innenhöcker geändert, denn der letztere ist bedeutend breiter als der erstere. Auch das Innencingulum ist am hinteren Innenhöcker noch stärker ausgebildet als am vorderen. Das Parastyl ist erhalten.

P^4 hat eine nahezu dreieckige Krone, der vordere Außenhöcker zeigt ungefähr die Größe wie im P^3, der hintere Außenhöcker fehlt dagegen. An der Lingualseite ist nur der hintere Höcker vorhanden, der vordere fehlt. Die beiden Höcker des P^4 sind durch eine Querleiste mit einander verbunden. Das Cingulum umschließt vor dem Innenhügel eine Grube und endet vor dem Außenhöcker als Parastyl. An der Distalseite der Krone steigt das Cingulum zu einem hohen, scharfen Kamm an.

Tabelle 1.

	Längsdurchmesser (mesial-distal) der einzelnen Backenzähne							Längeverhältnis zwischen Praemolar- u. Molarreihe (Praemolarreihe = 100)		Erlöschen der Arten
								a) P_4 mitgerechnet	b) P_4 nicht mitgerechnet	
	P_4	P_3	P_2	P_1	M_1	M_2	M_3			
1) Plagiolophus annectens	—	0,8	9,0	11,0	12,0	16,0	21,5		100 : 173	Oberes Ludien
2) Palaeotherium Renevieri (nach Stehlin)	12,0	17,0	19,0	20,0	22,5	27,5	30,0	100 : 118	100 : 160	,, ,,
3) Propalaeotherium isselanum	7,0	9,5	10,5	12,0	15,0	16,5	17,0	100 : 125	100 : 152	Oberes Lutetien
4) Palaeotherium magnum (aus d. Sammlung d. Naturh. Mus. Bern)	8,0	25,0	29,0	33,0	38,0	42,0	44,0	100 : 131	100 : 143	,, Ludien
5) Palaeotherium curtum Cuvier v. L.	8,0	10,5	12,0	13,0	13,5	15,0	18,0	100 : 107	100 ; 131	Unteres ,,
6) Lophiotherium cervulum . . . . (nach Déperet.)	5,0	5,5	7,0	7,5	7,5	8,0	8,0	100 : 94	100 : 118	,, ,,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle Nr. 2a.

	Länge der Praemolaren-Reihe P_3	P_2	P_1	Länge der Molaren-Reihe M_1	M_2	M_3	Maßeinheiten	Längeverhältnis der P-Reihe : M-Reihe	Autoren	
1. Hyracotherium tapirinum..	19,0			32,0			mm	19,0:32,0 = 100:168	nach Wortmann*	
2. „ venticulum.	19,0			22,0			„	19,0:22,0 = 100:116	n. Copes Zeichng.**	
3. Eohippus.....	?			21,0			„		„ „ „ **	
4. Mesohippus eulophus	32,0			36,0			„	32,0:36,0 = 100:113		P_4 ca. 8 mm
5. „ brachystylus..	36,0			38,0			„	36,0:38,0 = 100:106	nach Osborn***	P_4 ca. 8 mm
6. „ intermedius[1]) .	41,0			40,0			„	41,0:40,0 = 100:0,976		
7. „	13,5	13,0	13,5	13,5	12,5	12,5	„	40,0:38,5 = 100:0,91	nach Scott****	
8. Miohippus Gidleyi	47,0			42,0			„	47,0:42,0 = 100:0,893	nach Osborn***	
9. Anchitherium Bairdi	15,5			16,0			lines	33,5:34,8 = 100:103	nach Leidy*****	
	33,5			34,8			mm			
10. Merychippus insignis	10,5	8,5	8,0	7,5	7,0	8,0	lines	58,7:49,5 = 100:0,85	nach Leidy*****	
	22,8	18,5	17,4	16,6	15,5	17,4	mm			
11. Hipparion I	37,0	30,0	27,0	27,0	27,0	26,0	mm	94,0:80,0 = 100:0,85	a.d. Naturhistor. Museum i. Bern	
„ II	33,0	25,0	22,5	22,0	21,0	21,0	„	80,5:64,0 = 100:0,795		
„ III	36,0	27,0	26,0	23,0	23,0	24,0	„	89,0:70,0 = 100:0,79		

[1]) Bei Mesohippus intermedius und dem von Scott gemessenen Tiere hätte also die P-Reihe in ihrer Längeausdehnung die M-Reihe bereits überholt, während Mesohippus eulophus und brachystylus ebenso wie das geologisch jüngere Anchitherium Bairdi die Maßverhältnisse ihrer eocänen Vorfahren mehr beibehalten haben.

Aumerkung: * Wortmann, Bull. of Am. Mus. of. Nat. Hist. Vol. VII.
** Cope, The Vertebrata of the Tert. Formations of the West. Book I.
*** Osborn, Bull. of the Am. Mus of. Nat. Hist. Vol. XX. 1904.
**** Scott Journal of Morphology. Vol. V. 1891.
***** Leidy, Journal of the Academy of Nat. Sciences of Philadelphia. Vol. VII. 2 Serie 1869.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle 2b.

	Länge der P-Reihe : Länge der M-Reihe des Oberkiefers						Längeverhältnis der Prämol.-Reihe zur Molaren-Reihe	Längeverhältnis zwischen d total. Maxillarzahn-Reihe und der Basilarlinie	Verhältnis zwischen der Länge der P-Reihe u. der Basilarlänge	Verhältnis zwischen der Länge der M-Reihe u. der Basilarlänge
	P_3	P_2	P_1	M_1	M_2	M_3				
Equus conversidens (Owen)	31	26	25	21	21	20	100 : 75,6**			
Equus stenonis II	37,5	29,5	28,5	24,5	25	24,5	100 : 77,5*			
Equus quaggoid (Faella)	42	30	30	25	26	28,5	100 : 78,0*			
Araber Billy	38	29	27	24,2	25	26	100 : 79,8	35 : 100	19,5 : 100	15,5 : 100 †
Araber aus der Tierarzneischule	32	25	25	22	21,5	22	100 : 79,9	34,6 : 100	19,2 : 100	15,4 : 100 †
Pferd v. d. Peters-Insel	36	28	27	25	25	24	100 : 81,0	36,7 : 100	20,5 ; 100	16,5 : 100 †
Equus stenonis III	40	29,5	28,5	24,5	25,5	30,5	100 : 82,1*			
Equus quaggoid (Chiusi)	37	31	29,5	27	27	29	100 : 82,4*			
Equus spelaeus var. 1	34	27	27	24	23,5	25	100 : 82,4**			
Equus zebra	34	26	25	21,5	22,5	24	100 : 82,4	33,4 : 100	17,9 : 100	15,5 : 100
Equus stenonis IV	33	26	27	22	24	25	100 : 82,6*			
„ „ I	32	28,5	28	24,5	24,5	25	100 : 83,6*			
„ „ V	33	26	26	23	23,5	25	100 : 84,4*			
Auvernier	32	25	25	22	22	26	100 : 85,4	35,3 : 100	18,8 : 100	16,1 : 100 †
Freiberger Pferd	37	29,5	28	26	26	26,5	100 : 86,4	34,5 : 100	18,5 : 100	16,0 : 100
Oberägyptisches Pferd	36	27,5	26	22,5	24	27	100 : 86,9	33,7 : 100	17,9 : 100	15,5 : 100
Pferd a. Zielkanal b. Schwadernau	35	25	24	23	22	27	100 : 87,5	34,7 : 100	18,7 : 100	16,0 : 100 †
Percheron	42	33	33	30,5	30,5	32	100 : 87,7	35,1 : 100	18,7 : 100	16,5 : 100
Württemberg. Pferd	33	25	25	23	23	30	100 : 91,6	29 : 100	15,1 : 100	13,9 : 100 †
							P-Reihe = 100	Basilar-Länge = 100		

Anmerkung:
Zur Berechnung der Längeverhältnisse wurden bei:
* Angaben von Forsyth Major benutzt
** „ „ Owen „
† „ „ Mareck „

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literatur-Verzeichnis.

1. **Adloff,** P., Zur Entwicklungsgeschichte des Nagetiergebisses", Zeitschrift f. Naturwissenschaft. XXXII. N. J. XXV. 1898.
2. —. „Zur Frage nach der Entstehung der heutigen Säugetierzahnformen", Zeitschrift f. Morphologie u. Anthorpologie. Bd. V. H. 2. — 1902.
3. —. „Zur Kenntnis des Zahnsystems von Hyrax", Zeitschrift f. Morphologie u. Anthropologie Bd. V. H. 2. — 1902.
4. **Ameghino,** Jl. „Recherches de Morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des Ongulés".
5. —. „On the Primitive Type of the Plexodont Molars of Mammals", Proced. Zool. Soc. London, 1899.
6. **Baume.** „Odontologische Forschungen. Versuch einer Entwicklungsgeschichte des Gebisses." 1882.
7. **Burmeister,** Hermann. „Die foss. Pferde der Pampasformation". Buenos Aires 1875, und Supplem. 1889.
8. **Bronns.** „Klassen und Ordnungen des Tierreichs". Säugetiere v. Giebel und Leche. Bd. VI. Abt. 5. 1874—1892.
9. **Cope,** „The Vertebrata of the Tert. Formations of the West. Book I."
10. —, E. D. „On the Mechanical Genesis of Tooth Forms", Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 1878.
11. —. „Synopsis of the Verte brate Fauna of the Puerco Series". Transact. Amer. Philos. Soc. Bd. XVI. 1888.
12. —, E. D. „A review of the North American Species of Hippotherium", Proc. of the Americ. Philos. Society, Philadelph. 1889. Vol. XXVI.
13. **Cuvier:** Rech. s. l. Ossem. foss. Nouv. ed. 5 vols, Paris 1821—24.
14. **Cope,** E. D. „The Perissodactyla." Amer. Naturalist Vol. XXI pag. 985—1007.
15. **Dewoletsky,** R. „Neuere Forschungen über das Gebiß der Säuger,,. Sep. aus d. Jahresberichte des k. k. Staats-Obergymnasium in Czernowitz, 1894—95.
16. **Depéret,** Ch. „Révision des Formes Européennes de la Famille des Hyracotherides". Bull. dela Soc. Géol. de France (4) 1901.
17. **Fleischmann.** „Die Grundform der Backzähne b. Säugetieren und die Homologie der einzelnen Höcker." Sitzungsbericht d. Königl. Preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin 1891.
18. **Geudig,** A. „Enchaînements du Monde Animal dans les Temps géologiques; Mammifères Tertiaires". Paris 1878.
19. —. „Animaux fossiles de l'Attique". Paris 1862—69.
20. **Gregory,** „The Orders of Mammals", Bull. of the Americ. Mus. of Natural History. Vol. XXVII. New York 1910.
21. **Hensel.** „Über Hipparion mediterraneum", Abhandlungen der Kgl. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin a. d. Jahre 1860, Berlin 1861.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

22. **Hoffmann.** „Über die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer, mit Berücksichtigung der Zahnentwicklung im Allgemeinen". Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. LVII 1894.
23. **Klever,** E. „Zur Kenntnis der Morphogenese des Equidengebisses", Morphol. Jahrb. Bd. XV. Leipzig 1889.
24. **Kückenthal,** W. „Einige Bemerkungen über die Säugetierbezahnung". Anatom. Anzeiger Bd. VI, Nr. 13. 1891.
25. —. „Zur Dentitionsfrage". Anat. Anz. Bd. X. No. 20.
26. —. „Ursprung und Entwicklung der Säugetierzähne". Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. XXVI. N. F. XIX. 1892.
27. **Kovalewsky.** „Sur l'Anchithérium aurelianense et l'histoire palaeontologique des chevaux". Mem. d. l'Academ. Imp. de St. Petersbourg, VII. Ser., T. XX, No. 5. St. Petersbg. 1873.
28. **Kaup,** J. J. „Die zwei urweltlichen pferdeartigen Tiere". Nova acta Acad. Leop. Carol. 1835. — XVII.
29. **Leche,** W. „Entwicklung des Zahnsystems bei d. Säugetieren". Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.
30. —. „Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugetieren." Morphol. Jahrb. Bd. XX.
31. —. „Über Schlossers Bemerkung zu meiner Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere". Anatom. Anzeiger Bd. XIV. No. 8. — 1897.
32. —. „Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere" I. und II. Teil. — Zoologica 1892.
33. **Leidy,** Jos. „The Extinct Mammalion Fauna of Dakota and Nebraska". Philadelphia 1869.
Journ. of the Academy of Natur. Sciences of Philadelphia Vol. VII. 2. Serie.
34. **Leidy,** Jos. „On remains of Horses". Proced. Philad. Ac. nat. Sc. — 1883. — II.
35. **Lydekker,** R. „Siwalik and Narbudda Equidae". Palaeontol. Indica 1886.
36. **Major,** Forsyth. „Beiträge zur Geschichte der fossilen Pferde." Abhandlungen des Schwetzerisch. palaeontol. Gesellschaft. Vol. IV. I. Teil, Dezember 1877. Vol. VII. 2. Teil, Zürich 1880.
37. **Marsh,** O. C. „New Tertiary Mammals". Americ. Journ. Sc. 1872, IV.
38. —. „Notice of new Equine Mammals from the Tertiary formations". Amer. Journ. Sc. 1874, VII.
39. —. „Fossil Horses in America". Americ. Naturalist 1874, VIII.
40. —. „Polydactyle Horses, recent and extinct". Americ. Journal Sc. 1879, XVII.
41. **Meyer von,** H. „Beiträge zur Petrefactenkunde." Nov. Acta Acad. Leop. Carol. 1883, Vol. XVI. 2. —
42. **Nehring,** A. „Über den Wolfszahn des Pferdes". Sitzungsbericht d. Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin. 1882.
43. —. „Fossile Pferde aus d. deutschen Diluvialablagerungen". Landwirtschaftl. Jahrbücher. 1884.
44. **Osborn,** H. F. „Evolution of Mammalian Molar Teeth". New York 1907.
45. —. „The Structure and Classification of the Mesozoic Mammalia". Journ. Acad. Nat. Sci. Philad. IX., No. 2. — 1888.
46. —. „The Nomenclature of the Mammalian Molar Cusps". Americ. Natural. XXVI. 1888. —
47. —. „The Evolution of Mammalian Molars to and from the Tritubercular Type". Americ. Natur. XXII. 1888.
48. — u. **Wortmann,** J. L. „Perissodactyls of the Lower Miocene White". Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. VII.
49. —. „The Huerfano Lake Bassin, Southern Colorado and Wind-River and Bridger Fauna". Bull. Amer. Mus. nat. Hist. Vol. 9. — 1897.
50. **Owen,** Rich. „Odontography." London 1840—45.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1.

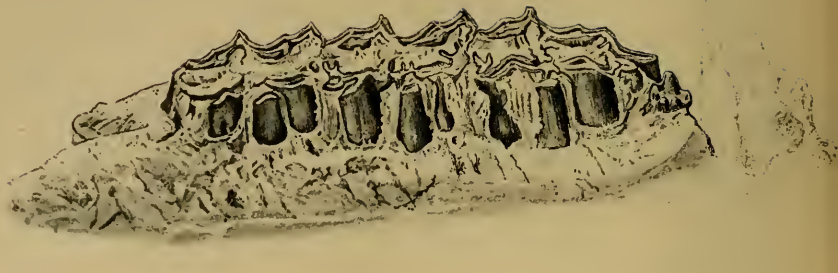


Fig. 2.

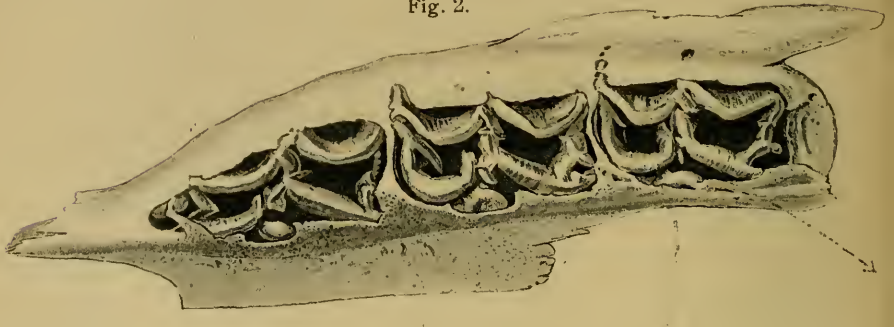


Fig. 4.

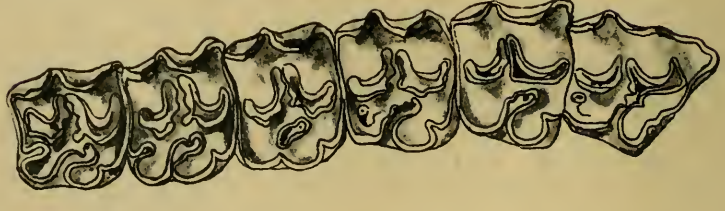
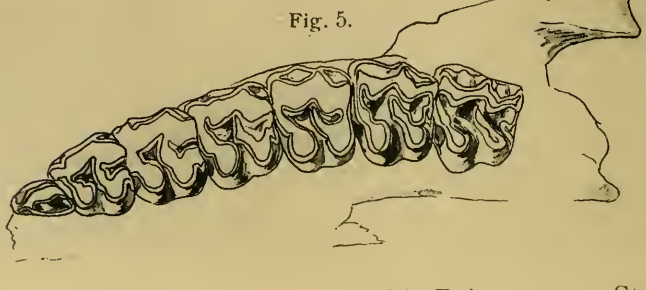


Fig. 5.

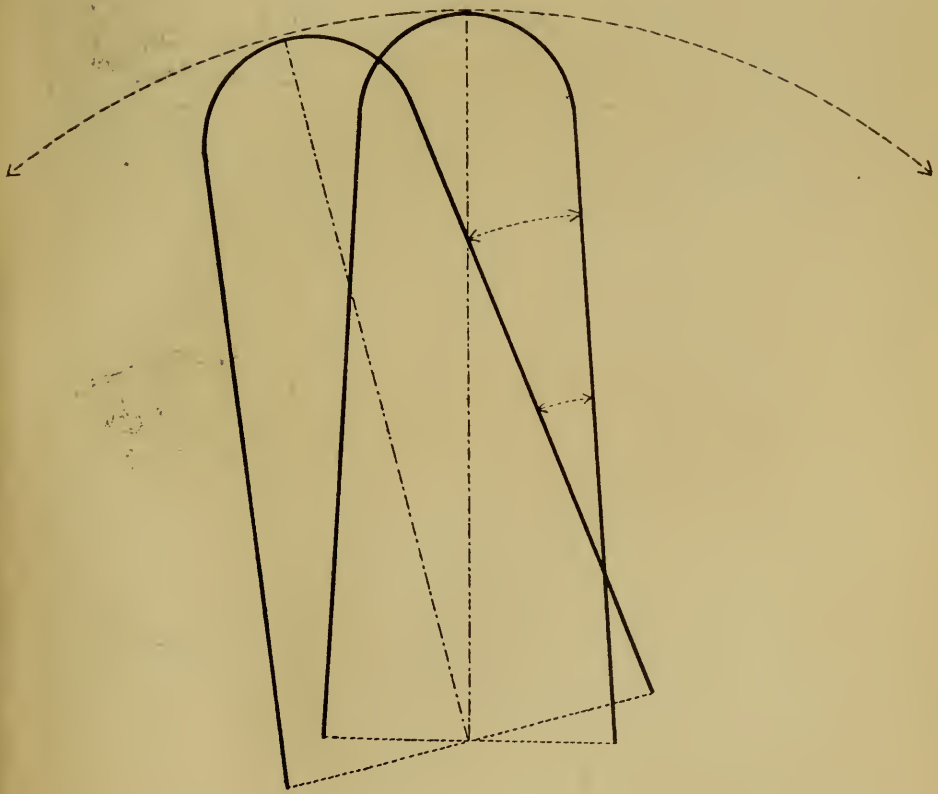


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1b.

Fig. 1a.

Fig. 3.



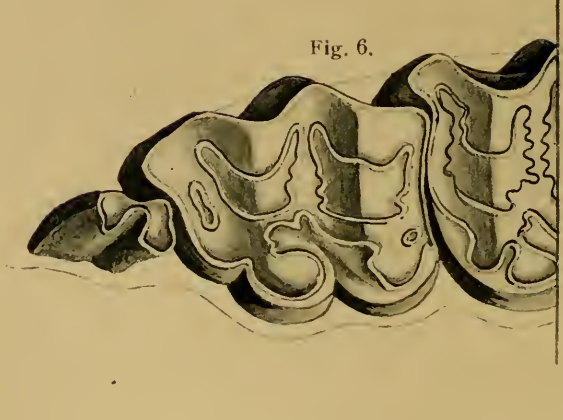
axillarbezahnung der Hippiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 6.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 7.

Fig. 7a.

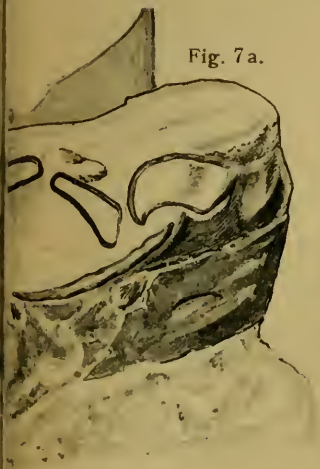
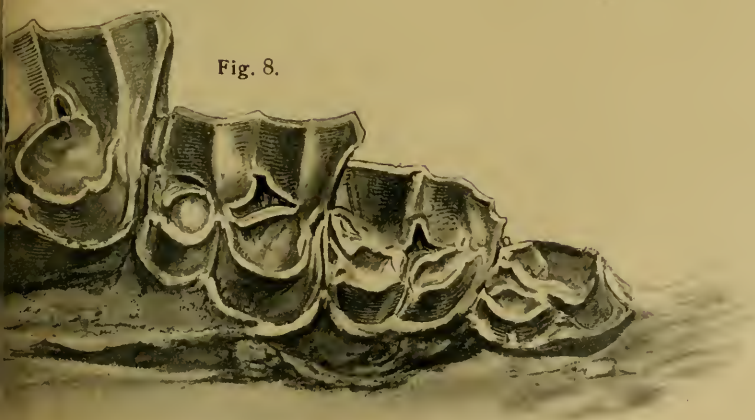


Fig. 7b.

Fig. 8.



der Maxillarbezahnung der Hippiden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

51. **Owen,** Rich. „On fossil remains of Equines from Central and South America". Philos. Soc. 1869.
52. **Pavlow,** Marie. „Etudes sur l'histoire palaeontologique des Ongulés". (II. Développement des Equidae). Bull. de la Soc. Impériale des Naturalistes de Moscou. 1888. — Nouvelle Série. Moscou 1889.
53. —. „Etudes sur l'histoire pal. des Ongulés".
IV. Hipparion de la Russie.
V. Chevaux pleistocènes de la Russie.
Bull. de la Soc. Impér. d. Natural. de Moscou. 1889 No. 4, Moscou 1890.
54. **Röse,** C. „Das Zahnsystem der Wirbeltiere". Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. v. Merkel und Bonnet IV. 1894.
55. —, „Zur Phylogenie des Säugetiergebisses". Biolog. Centralblatt, Bd. VII. No. 20 und 21. 1892.
56. —, „Über die erste Anlage der Zahnleiste beim Menschen". Anat. Anzeiger. Bd. VII. 1893.
57. **Rütimeyer,** W. „Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde und zur vergleichenden Odontographie der Huftiere überhaupt". Verhdlg. d. naturforsch. Gesellschaft. in Basel. 3. Teil (Absch. Palaeontologie). Basel 1863.
58. **Schlosser,** M. „Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer". Morphol. Jahrb. XII. 1887.
59. —. „Die Differenzierung des Säugetiergebisses". Biol. Centralblatt Bd. X. 1890.
60. **Schwalbe,** G. „Über Theorien der Dentition". Verhdlg. d. Anat. Gesell. Straßburg, Mai 1894.
61. **Scott,** W. B. „On the Osteology of Mesohippus and Leptomerys". Journ. of Morphology 1891. Vol. 3.
62. —. „The origin and Developement of South American Mammals". N. Y. Acad. Sci. Vol. 15. — 1903.
63. **Scott,** W. B. „The Evolution of the Premolar Teeth in the Mammals". Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 1892.
64. **Stehlin,** N. G. „Eocäne Säugetiere". Abhandlungen der schweizer. palaeontolog. Gesellsch. Bd. XVI a. Bd. XXXII b und Bd. XXXVI. 1899—1900.
65. **Studer,** Th. „Die Tierreste aus den pleistocenen Ablagerungen des Schweizerbildes bei Schaffhausen". Mitteilungen d. Schweiz. naturforsch. Gesellschaft. Bd. XXXV.
66. **Taeker,** J. „Zur Kenntnis der Odontogenese bei Ungulaten". Inaugural-Dissertation. Dorpat, 1892.
67. **Weber,** Max. „Die Säugetiere", Jena 1904.
68. **Winge,** H. „Om Pattedyrenes Tandskifte isaer med Hensyn til Taendernes Former". Vidensk. Meddel. Nat. Forem. Kjöbenhavn.
69. **Woodward,** M. F. „On the succession and Genesis of the Mammalian Teeth". Sci. Progress. 1894. „Contributions to the Study of Mammalian Dentition". Proced. Zool. Soc. London 1893.
70. **Wortman,** J. L. „Species of Hyracotherium and allied Perissodactyls from the Wasatch and Wind-River Beds of North America". Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. VIII. 1896.
71. **Weithofer.** „Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Pikermi bei Athen". Beiträge zur Palaeontologie Österreich-Ungarns. Bd. VI. Wien 1888.
72. **Zittel** v., C. „Handbuch der Palaeontologie". Palaeozoologie. IV. Bd. Mammalia. München 1893.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Naturgeschichte

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 78A_5

Autor(en)/Author(s): Veith A.

Artikel/Article: Beiträge zum Studium der Maxillarbezahnung der Hippiden. 1-33